百瀬静男*：シダの葉状前葉体における造精器の位置

Sizuo MOMOSE*: The antheridial area of the foliate type prothallium in ferns

シダ Filices の前葉体の栄養構造には，その構成上三つの形態が知られている。第一はハナヤスリ科 Ophioglossaceae に知られている塊状構造の塊状型であり，内部に菌根をもつているので菌根型ともいわれている。第二はフサシダ属 *Schizaea* とウチワゴケ属 *Trichomanes* に知られている糸状構造の糸状型である。第三は以上を除いたシダの大部分に見られる葉状構造の葉状型であつて，一般に心臓形であるので心臓型ともいわれている。もちろん，糸状型といつても，その所々に塊状の archegoniophore が枝状に出来て，そこに造卵器を生ずるし，葉状型では，中軸に沿う部分が厚さをもつた中褥 (midrib または cushion) になり，そこに造卵器を生ずるのが一般である。

さて，葉状型のシダの前葉体を胞子から培養してみると，その形態は種類や群によつて特徴的であることはもちろんであるが，同一の種類でも別の意味で実に千差万別である。すなわち，どんな種類でも，その 1 個体から採取した胞子を培養すると第 1 図に示すように色々な形態の前葉体に発達して世代を終了することは日常の体験である。これを大別してみると，1) 糸状の雄性株，2) リボン状の雄性株，3) へら状または ameristic の雄性株，4) 葉状の両性株，5) 葉状の雌性株となる。一般的にいうならば，培養がいわゆる下手に行われると糸状やリボン状やへら状の雄性株だけが多くなり，上手に行われるとこのような雄性株も出来るが，葉状の両性株が多くなり，これに少数の雌性株を混えるのが普通である。したがつて，このような形状の変化は培養技術の問題であつて，前葉体の形態を種類の特徴として分類学的に取扱う場合には，いわゆる葉状に発育した個体を対象として比較すべきであつて，糸状，リボン状またはへら状の個体について云々することは無意味である。

更に，常時，前葉体を胞子から培養していると，時には雄性株と雌性株だけが観察される。すなわち見かけ上雌雄異株のこともあつて，私は *Cheilanthes* や *Blechnum* その他多くの属の中の或る種類でこの場合を経験している。ミズワラビ *Ceratopteris thalictroides* は古くから雌雄異株であると報告され，教科書にもこれが引用されている。しかし，矢部・保井両氏はミズワラビの造卵器を生ずる個体にも常に造精器を生ずることを観察しており，私もまた，日本産および欧州産の数材料について観察して同じ結果を得ている。一方，シダの造卵器や造精器の形成は営養素によつて左右されるという永井氏の実験的研究の結果もあることからして，同形胞子のシダにおいて雌雄異株の種類があることは疑問である。私は，造精器や造卵器の形成はいわゆる andro-monoecious に

---

* 文部省大学学術局 Higher Education and Science Bureau, Ministry of Education, Tokyo.

行われるものであつて，前述のように時々観察される雌雄異株の現象は本質的なものではないと考えている。したがつて，葉状型の前葉体を分類学的に取扱うにあたつては，原則的には雌雄同株に発達した個体を基準にして比較すべきである。

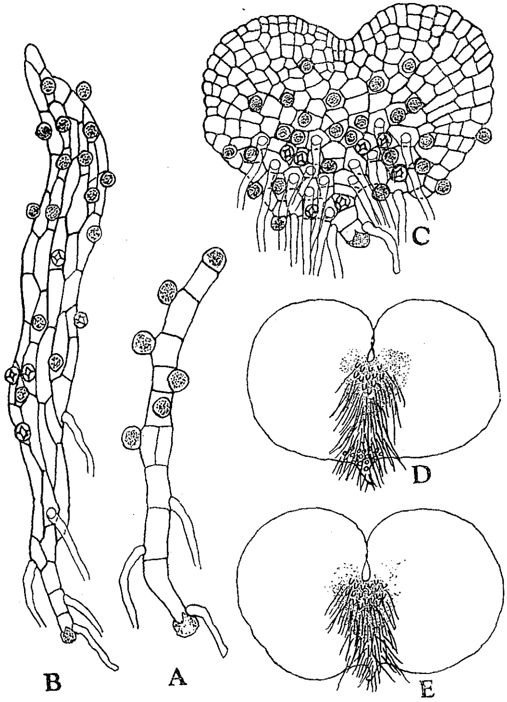

Fig. 1. ワラビの前葉体の諸形. A. 糸状の雄性株. B. リボン状の雄性株. C. へら状（の一形）の雄性株. D. 心臓形の両性株. E. 心臓形の雌性株.

さて，葉状型のシダの前葉体が，このようにして良好な生育条件のもとに順調に発育して雌雄同株に成熟した場合，造精器発生の位置に関しては，1) 腹面に生ずること，および，2) その面上に生ずる外生的のものと埋没して生ずる内生的のものとがあること以外には殆ど注意されていない。私はシダの全般について私自身で観察した未発表を含む約90属350種を中心にして，既往の文献をも参考し，前葉体上における造精器の発生の位置を考察した結果，1) 中軸生，2) 翼生および 3) 縁生の3様式を区別するにいたつた。

1) 中軸生 (Axial)

造精器は，シノブ属 *Davallia*，マメヅタ *Lemmaphyllum microphyllum*，メシダやイヌワラビを基準とする *Athyrium* の種類，ワラビ *Pteridium aquilinum* では前葉体の底部に群生するし，イワヒメワラビ *Hypolepis punctata*，ユノミネシダ *Histiopteris incisa* では基底部を中心としてそれより縁に沿うて両側に拡つて生ずる。オシダ属 *Dryopteris* やイノデ属 *Polystichum* の多くの種類，フモトシダやイシカグマ等 *Microlepia* の種類では，前葉体の底部から中褥の下部に亘つて生じ，造精器群は中褥の上方に群生する造卵器群の下方に離れている。シケシダ *Diplazium Thunbergii*，ナヨシダ *Cystopteris fragilis*，コウモリシダ *Meniscium triphyllum*，クモノスシダ *Camptosorus sibiricus*，コバノイシカグマ *Dennstaedtia scabra* 等では前葉体の下部から中褥の中部以上にまで亘つて生じ，上方では造卵器群につづいている。ヒメワラビ *Thelypteris oligophlebia*，アミシダ *Dictyocline*

Griffithii var. *pinnatifida*, ミツデウラボシ *Phymatopsis hastata*, ホラシノブやハマホラシノブ *Stenoloma*, モエジマシダ *Pteris vittata*, *Taenitis blechnoides* では，中褥上に造卵器と混生して生ずるし，カニクサ *Lygodium japonicum* や *Anemia* も同様である。リュウビンタイ *Angiopteris lygodiifolia* では，前葉体は一般に長くなり，時には分岐することもあるが，基底から頂部まで明瞭な中褥が貫いており，造精器はその下部から中褥の組織に埋没して生じ，上方は造卵器群に移行している。

以上のような造精器の発生位置の色々の状態は種類または群によつて決まつており，

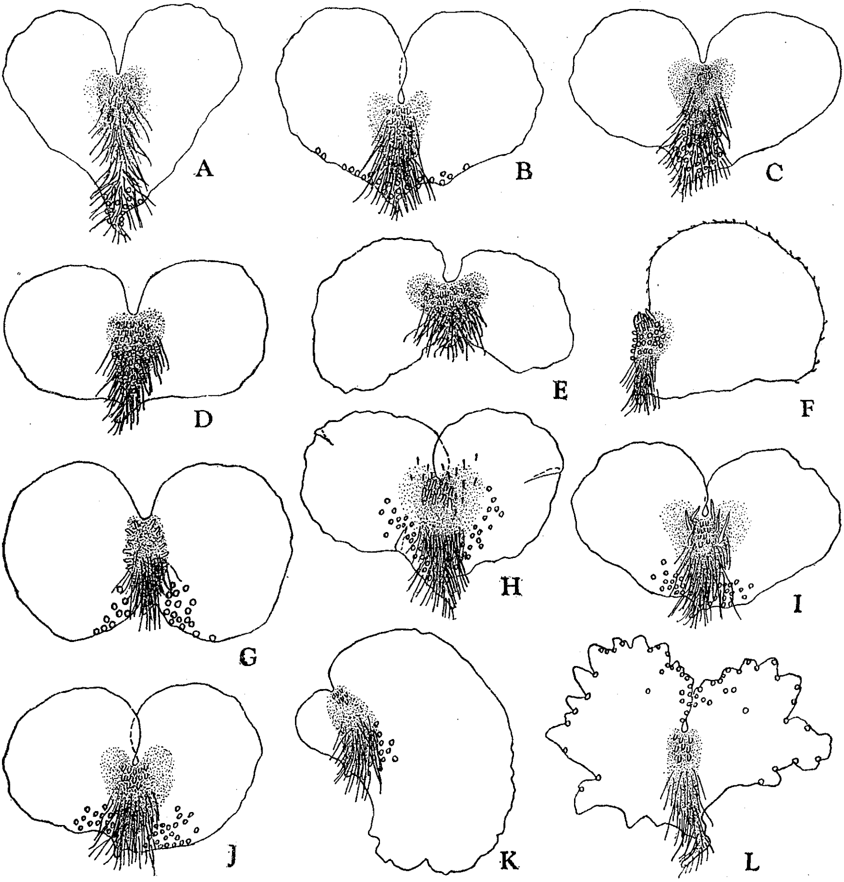

Fig. 2. 造精器の位置の諸形. A～F. 中軸生. G～K. 翼生. L. 縁生. A. イヌワラビ. B. ユノミネシダ. C. フモトシダ. D. コバノイシカグマ. E. モエジマシダ. F. *Anemia phyllitidis*. G. ゼンマイ. H. ウラジロ. I. マルハチ. J. タカワラビ. K. ヒロハミミモチシダ. L. ミズワラビ.

同定上重要な特徴をなすものであるが，模式的にみると何れの場合でも中軸帯に発生の中心があるのであつて，私は，このような発生の様式を中軸生と規定したい。

Angiopteridaceae, Marattiaceae, Lygodiaceae, Anemiaceae, Dipteridaceae, Polypodiaceae, Davalliaceae, Aspleniaceae, Blechnaceae, Lindsayoideae, Gymnogrammoideae, Pteridaceae (excl. Dicksonioideae, *Acrostichum*) は，この様式に属する。

2) 翼　生 (Laminal)

ゼンマイ属 *Osmunda* では，前葉体の中軸を貫く顕著な中褥が発達して，造卵器はその上側方に列生するが，造精器は中褥上に生じないで両翼の下方に翼上に生ずる。ウラジロ *Hicriopteris glauca* やコシダ *Dicranopteris linearis* では，造卵器は中軸を貫く中褥の上部に生じ，造精器は中褥の両側に翼上に生ずるし，スジヒトツバ *Cheiropleuria bicuspis* も同様である。ヘゴやマルハチの類，即ち Cyatheaceae では，造卵器は中褥の上部に中軸に集つて生じ，その両側に鱗片毛を生ずるのが特徴であるが，造精器は中褥上に生じないで両翼の下方に翼上に生ずる。*Dicksonia*, タカワラビ属 *Cibotium*, キジノオシダ属 *Plagiogyria* では，造卵器は中褥の上部に生じ，造精器に中褥上に生じないで両翼の下方に翼面上に生ずる。

以上のようなシダでは，造精器の発生位置の状態は，翼面において翼の下方に生じたり上方に生じたりする種類による変化はあるが，模式的にみると，いずれの場合でも中軸帯に沿うて中褥上に生ずることがなく，これの両側に翼面上に生ずるのであつて，私は，このような様式を中軸生と区別して翼生と規定したい。

ミミモチシダ *Acrostichum aureum* やヒロハミミモチシダ *A. speciosum* は造精器の発生位置に関して興味のある存在である。すなわち，その前葉体は極端な非相称の心臓形で，いわゆる lateral form であるが，造精器は中褥の上側方に大形の翼の面上に生ずる。これには，前葉体の非相称に基く結果であるという一応の考え方もあるかも知れない。しかし，*Anemia phyllitidis* においては前葉体はこれと形態的に同一であるが，造精器の発生位置は全く中軸生である。このような事実からも，造精器の発生位置が中軸生であるか翼生であるかということは，かかる前葉体の形態によつて左右されるものでなく，種類に特徴的な形質であると考えられる。

Osmundaceae, Gleicheniaceae, Matoniaceae, Cheiropleuriaceae, Cyatheaceae, Dicksoniaceae, Plagiogyriaceae および *Acrostichum* は，この様式に属する。

3) 縁　生 (Marginal)

ミズワラビ *Ceratopteris thalictroides* は造精器の発生位置に関して非常に特殊なものである。前葉体は，やや不整の心臓形で，造卵器は，中軸を貫く中褥の上部に生じ，造精器は，時には両翼面特にその上方に生ずることもあるが，主として翼縁に生じ，且つ，内生的に生ずる。私は，このような造精器の発生位置の様式を，前述の中軸生や翼生と区別して縁生様式と規定したい。この様式はミズワラビによつて代表される Parkeriaceae の特徴である。

これと関連して，コケシノブ属 *Hymenophyllum* とシシラン科 Vittariaceae をどう取扱うかが問題である。*Hymenophyllum* の前葉体は分岐したリボン状であることは古くから知られた事実であるが，Stokey の最近の研究によれば，縁の所々に細胞層からなる枝が出来て，その腹面に造卵器を群生し，造精器は縁または縁に近く生ずる。Goebel 等の古い研究によれば，*Vittaria* の前葉体は不規則に分岐したリボン状であつて，造卵器や造精器の発生位置の状態は *Hymenophyllum* に類似しているようである。したがつて，これ等のシダの造精器の発生位置の様式は，見かけ上縁生であるといい得るかも知れない。しかし，ミズワラビの場合と同じ意味で縁生といい得るかどうかは，前葉体の構成上から見て疑義がある。一方，イワヒトデ *Colysis elliptica* の前葉体はリボン状であつて分岐することもあるが，頂に近く中軸上に褥を形成して，そこに造卵器を生じ，造精器は中軸生であるという事実がある。このことからしても，*Hymenophyllum* や Vittariaceae の前葉体は，それぞれ，その構成上特殊な存在であるといえる。

葉状前葉体における造精器の位置について，前述のように3様式を区別する場合，私は，これ等の3様式はシダ Filices においては「科」によつて決つており，且つ，「科」を分つ標徴であると考える。更に，これら3様式のシダの体系における分布をみるに，中軸生はいわゆる高等であるとされている両面体胞子のシダと四面体胞子のシダの一部に偏して見られ，翼生と縁生は四面体胞子のシダのうちいわゆる原始的であるとされているものに見られることは注目すべき傾向である。私は，1942年に，両面体胞子は四面体胞子から系統的に誘導された形態であるとしたが，この考え方からすれば，中軸生は翼生または縁生から系統的に誘導された形質であろうということが出来る。

Summary

1. The patterns of the antheridial area of the foliate type prothallium are species-specific and divided into three main types.

2. The first is *axial*, in which the antheridia arise from the axial zone of the prothallium. This type is found in so-called advanced families with bilateral or tetrahedral spores. (Fig. 2. A～F)

3. The second is *laminal*, in which the antheridia arise from the surface of the wings. This type is found in so-called primitive families with tetrahedral spores. (Fig. 2. G～K)

4. The third is *marginal*, in which the antheridia arise from the margin of the wings. This type is found in *Ceratopteris*. (Fig. 2. L)